

| | | | | |
|--------------------|---------|---------|------------|-------------------|
| Revue suisse Zool. | Tome 98 | Fasc. 2 | p. 303-317 | Genève, juin 1991 |
|--------------------|---------|---------|------------|-------------------|

Les Oribates des tourbières du Jura suisse (Acari, Oribatei): Ecologie.

I. Quelques aspects de la communauté d'Oribates des sphaignes de la tourbière du Cachot

par

Daniel BORCARD*

Avec 4 figures

ABSTRACT

The Oribatid mites of the swiss Jura peat bogs (Acari, Oribatei). I. Aspects of the Oribatid community of the Cachot peat bog. — The general structure of the Oribatid community of a peat bog in the swiss Jura is shown to be made of a nucleus of species that are present over the whole bog, and whose abundances vary with the local conditions. This nucleus is completed by a number of more specialized species, that can be locally very abundant, and by numerous less abundant but constant species. The global relationship between this community and the phytosociological associations of the bog is tested by means of a Mantel test.

INTRODUCTION

A la suite des travaux de MATTHEY (1964, 1971), plusieurs groupes d'Arthropodes ont fait l'objet d'études récentes dans les tourbières de la région neuchâteloise, en particulier celle du Cachot: Diptères Tabanidae (AUROI, 1978, 1979, 1981, 1982, 1983a, 1983b, 1983c), Lépidoptères (GEIGER, 1980, 1981a, 1981b, 1982), Coléoptères Cantharidae et Hydrophilidae (BRANCUCCI et MATTHEY, 1980; MATTHEY, 1976, 1977),

* Institut de Zoologie, Chantemerle 22, 2007 Neuchâtel.

Hétéroptères (MATTHEY, 1981; MATTHEY et FIORA, 1979), Insectes aériens (HAENNI et MATTHEY, 1984), Araignées (NEET, 1984, 1985, 1986), Diplopodes (PEDROLI-CHRISTEN, 1977, 1978), Opilions (CANNATA, 1988), arthropodocénose de *Pinus mugo* (BASSET, 1984, 1985a, 1985b, 1986, 1988), biocénose des habitats larvaires de *Hybomitra bimaculata* (Tabanidae) AFFOLTER *et al.*, 1981), Insectes aquatiques (MATTHEY, 1971). Aucun de ces travaux ne s'est intéressé aux Acariens, représentés pourtant en nombres considérables dans tous les milieux de la tourbière. Dans le cadre d'une thèse de doctorat (BORCARD, 1988), nous nous sommes donc penchés sur le peuplement d'Acariens Oribates vivant dans le tapis de sphaignes recouvrant la plus grande partie de la tourbière. Le présent article, premier d'une série consacrée aux résultats de cette thèse, traite d'une campagne d'échantillonnage général portant sur l'ensemble des milieux à sphaignes du Cachot.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Prélèvement des échantillons et extraction de la faune

Prélevés à l'aide d'un outil de pionnier, les blocs de sphaigne de 15 x 15 x 10 cm qui constituaient nos unités de récolte ont été traités à l'aide d'extracteurs de Berlese-Tullgren (modèle décrit par AFFOLTER *et al.* 1981). Chaque échantillon a séjourné 2 semaines dans l'extracteur, en y subissant un chauffage progressif à partir du deuxième jour; un chauffage violent en fin de période servait à extraire les organismes «récalcitrants». Ce procédé suit en gros les recommandations de TRAVÉ (1984).

2. Dénombrement des Oribates

La très forte densité d'Oribates dans les sphaignes (de 150'000 à 300'000 individus par m²) interdit tout dénombrement complet sur des échantillons de taille relativement grande comme les nôtres, qui renferment chacun environ 4000 individus de toutes stases. Un tel dénombrement serait d'ailleurs inutile: des estimations visuelles de l'abondance, cotées en classes semi-quantitatives, offrent prise à des analyses aussi approfondies que des données quantitatives de haute précision (cette technique est d'emploi courant en phytosociologie). La forte variabilité stochastique des phénomènes naturels rend inutile une très grande précision des tris, l'effort économisé pouvant être utilement consacré à une multiplication du *nombre* d'échantillons. Pour notre part, nous avons attribué aux espèces les cotes suivantes:

| | |
|-----------------------------|---|
| Rare | cote 1 (de 1 individu à 0.2% de la récolte) |
| Accessoire | cote 2 (de 0.2 à 3% de la récolte) |
| Subdominant | cote 3 (de 3 à 15% de la récolte) |
| Dominant | cote 4 (de 15 à 40% de la récolte) |
| Exceptionnellement dominant | cote 5 (plus de 40% de la récolte) |

3. Méthodes de traitement mathématique

Nous ferons usage ici d'un test statistique, le test de MANTEL (1967), et de deux méthodes descriptives, l'analyse factorielle des correspondances et le groupement agglomératif à liens complets.

Le test de Mantel est destiné à comparer deux matrices d'association, ou à vérifier la conformité d'une matrice d'association avec un modèle. Les deux matrices, qui décrivent les relations entre les mêmes objets (échantillons), doivent avoir été obtenues indépendamment. Le test compare la statistique normalisée de Mantel «r»

(équivalente à une corrélation linéaire entre les matrices) obtenue sur les matrices de départ à une *distribution de référence sous H_0* obtenue par permutations aléatoires répétées des lignes d'une des matrices et recalcul de la statistique après chaque permutation (une permutation revient à attribuer une provenance aléatoire à chaque prélèvement d'Oribates). Si la valeur réelle de r est si élevée qu'elle ne s'observe que dans moins de 5% des cas (ou tout autre seuil) dans la distribution de référence, on en conclut que H_0 peut être rejetée au seuil choisi.

Des exemples d'utilisation de ce test en Ecologie peuvent être trouvés chez BURGMAN (1987, 1988). Le principe et les applications écologiques de ce test sont développés dans LEGENDRE et FORTIN (1989). Les calculs ont été opérés grâce au progiciel «R» de traitement numérique des données écologiques de LEGENDRE et VAUDR (1985).

L'analyse des correspondances est d'emploi trop courant en biologie pour que nous nous y attardions. Rappelons seulement que cette méthode fait partie des techniques dites «d'ordination en espace réduit» parce qu'elle permet d'exprimer un pourcentage élevé de la variance d'une matrice de données multidimensionnelles en un nombre réduit d'axes linéairement indépendants. La répartition des échantillons le long de ces axes principaux fait l'objet d'interprétations *a posteriori* à l'aide des descripteurs environnementaux à disposition. Le calcul de l'analyse des correspondances a été effectué à l'aide du logiciel ANAFAC du centre de calcul de l'Université de Neuchâtel.

En complément à une ordination, bien adaptée à la mise en évidence de gradients écologiques (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984), il est souvent utile de recourir à des méthodes plus contrastantes, permettant de partitionner l'ensemble d'échantillons en des sous-ensembles plus ou moins homogènes, qui facilitent la description des différents états du peuplement sous étude le long du ou des gradients écologiques: nous touchons là au rôle du groupement (clustering des anglophones). Pour notre part, nous ferons usage ici du groupement agglomératif à liens complets: cet algorithme est particulièrement contrastant en ce sens qu'il ne permet à un objet de se joindre à un groupe que s'il est relié à tous les membres de ce groupe au niveau de similarité considéré. Le dendrogramme concrétisant le résultat a donc de grandes chances de fournir une délimitation claire entre les principaux groupes d'échantillons de la matrice de données. Le calcul du groupement a été opéré grâce au progiciel de traitement de données phytosociologiques de WILDI et ORLOCI (1983). Pour une information plus complète au sujet des groupements et ordinations, nous renvoyons à LEGENDRE et LEGENDRE (*op. cit.*).

LES MILIEUX

Dans le cadre des études citées en introduction, la tourbière du Cachot (altitude 1050 m, coordonnées c.n.s. 541200/206350) a fait l'objet de nombreuses descriptions récentes, auxquelles nous renvoyons pour une information approfondie. Rappelons qu'il s'agit d'un fragment de 7 ha d'un complexe qui recouvrait jadis tout le fond de la vallée de la Brévine, mais que ce qui reste présente l'intérêt d'offrir à l'étude tous les stades évolutifs d'une tourbière bombée, depuis les gouilles¹ du *Scheuchzerietum* Tx.

¹ Le terme «gouille» est utilisé ici et dans les autres publications de cette série dans le sens que lui donne MATTHEY (1971): «dépression naturelle, remplie d'eau la plupart du temps, de 10 à 30 cm de profondeur». Les auteurs germaniques utilisent les vocables "Kolk" ou "Schlenke".

1937 incluses dans le *Sphagnetum magellanici* (Käst et al.) 1933 jusqu'à la forêt de pins à crochet (voir carte fig. 1).



FIG. 1.

Plan de la tourbière du Cachot, modifié d'après MATTHEY (1964).

L'analyse générale a été faite sur la base de 39 échantillons récoltés entre juin 1981 et février 1983 dans les 7 milieux suivants (qui regroupent toutes les associations importantes du Cachot):

1. Bords de gouilles au centre de la tourbière bombée primaire (4 échantillons);
2. *Sphagnetum magellanici* (Käst *et al.*) 1933, sans gouilles (11 échantillons);
3. *Sphagnetum fuscum* Luqu. 1926 (5 échantillons);
4. *Pino-Sphagnetum* (Kuoch) 1954 (7 échantillons);
5. Lande de dégradation au NE de la tourbière (6 échantillons);
6. *Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis* Richard 1961 (4 échantillons);
7. Bordure NW de la tourbière: *Moliniето-Trollietum europaei swertietosum perennis* Guinochet 1950 très altéré, boisé par *Betula pubescens* et *Picea abies* (2 échantillons). Ce milieu est dépourvu de sphaignes, mais son ajout à la présente analyse permet de compléter l'image du peuplement d'Oribates du Cachot sans dévier excessivement de l'objectif premier de ce travail.

Les milieux 1 à 4 sont situés le long du continuum écologique qui caractérise l'évolution normale d'une tourbière bombée telle que décrite par MATTHEY (1964). Le *Sphagno-Piceetum* et le *Moliniето-Trollietum europaei* sont des associations de contact entre la tourbière et les milieux avoisinants, et la lande NE est une zone déboisée dans les années 1940-1945 en vue de l'exploitation de la tourbe, puis laissée à l'abandon. On y assiste actuellement à une lente reconstitution d'une forêt mélangée de *Pinus mugo* et *Betula pubescens*.

RÉSULTATS

Les 39 échantillons de cette campagne renferment 51 espèces d'Oribates, plus 3 taxons laissés à des niveaux supérieurs pour cette analyse en raison des difficultés que soulève leur identification (une liste complète et commentée des Oribates récoltés au Cachot et dans d'autres tourbières jurassiennes est disponible (BORCARD, 1988) et sera publiée ultérieurement). Le tableau I donne la liste des espèces avec une indication de leur abondance dans l'ensemble de la récolte. 7 espèces et la super-famille des Brachychthonoidea, rares, ont été éliminées des analyses mathématiques en raison du nombre élevé de zéros qu'elles introduiraient dans la matrice de données (ce qui peut nuire à la fiabilité des résultats). Les taxons éliminés ne représentent que moins de 1 pour mille des récoltes. Les analyses seront donc opérées sur 46 taxons.

ANALYSES MATHÉMATIQUES

1. Test de Mantel

La structure de la communauté d'Oribates est-elle significativement corrélée avec celle de la végétation? Pour tester cette hypothèse, nous avons effectué un test de Mantel entre une matrice-espèces et une matrice-modèle-végétation. Soit, en détail:

1° Une matrice des distances de corde entre nos 39 échantillons. Cette mesure est une distance euclidienne entre sommets de vecteurs-échantillons ramenés à la longueur-unité. Proposé par ORLOCI (1967), cet indice tenant compte des abondances d'espèces offre l'avantage sur la distance euclidienne classique d'être asymétrique, soit de ne pas prendre en compte les doubles zéros. Ainsi, l'absence d'une espèce donnée de deux échantillons n'est pas considérée comme une ressemblance entre ces échantillons. La matrice a été calculée sur le tableau d'abondances d'espèces codées de 1 à 5.

TABLEAU I

Récoltes d'Oribates de la tourbière du Cachot en 1981. Milieux: 1=bords de gouilles, 2=*Sphagnetum magellanicum*, 3=*Sphagnetum fuscum*, 4=*Pino mugo-Sphagnetum*, 5= lande de dégradation (mise à part en raison de son caractère anthropogène), 6=*Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*, 7=*Molinietum-Trollietum europaei* boisé. Cotes d'abondance: voir texte.

| Espèce | Abrév. | Milieux | | | | | | |
|--|--------|---------|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 7 | 5 |
| <i>Trimalaconothrus foveolatus</i> Willmann 1931 | TFOV | 2 | 1 | | | | | |
| <i>Trimalaconothrus</i> sp.A | TSPA | 2 | 1 | 1 | | | | |
| <i>Pilogalumna tenuiclavus</i> (Berlese) 1908 | PTEN | 2 | 1 | | | | | |
| <i>Linnozetes ciliatus</i> (Schränk) 1803 | LCIL | 5 | 3 | | 1 | | | |
| <i>Punctoribates sellnicki</i> (Willmann) 1928 | PSEL | 1 | 1 | | 1 | | | |
| <i>Hoplophthiracarus pavidus</i> (Berlese) 1913 | HPAV | 4 | 3 | 2 | | 1 | | 2 |
| <i>Scheloribates latipes</i> (C.L.Koch) 1841 | SLAT | 1 | 2 | 1 | | | | |
| <i>Trimalaconothrus vietsi</i> Willmann 1925 | TVIE | | 1 | | | | | |
| <i>Rhysotritia ardua</i> (C.L.Koch) 1841 | RARD | | 1 | 1 | 1 | | | 1 |
| <i>Cepheus cepheiformis</i> (Nicolet) 1855 | CCEP | 1 | 1 | | 1 | 1 | | 1 |
| <i>Camisia lapponica</i> (Trägårdh) 1910 | CLAP | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | | 1 |
| <i>Hypothonius rufulus</i> C.L. Koch 1836 | HRUF | 1 | 2 | 1 | 2 | | 1 | 1 |
| <i>Malaconothrus processus</i> v.d.Hammen 1952 | MPRO | 1 | 2 | 2 | 1 | | 1 | 2 |
| <i>Nothrus pratensis</i> Sellnick 1929 | NPRA | 2 | 3 | 3 | 2 | | | 3 |
| <i>Malaconothrus egregius</i> Berlese 1904 | MEGR | 1 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 |
| <i>Latilamellobates incisellus</i> (Kramer) 1897 | LINC | | 1 | 1 | | | | 1 |
| <i>Pergalumna nervosus</i> (Berlese) 1914 | PNER | 1 | 2 | | | | | |
| <i>Camisia biurus</i> (C.L.Koch) 1839 | CBIU | 1 | | | 1 | | | 1 |
| <i>Hypothoniella minutissima</i> (Berlese) 1904 | HMIN | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 |
| <i>Protoribates lagenula</i> (Berlese) 1904 | PLAG | | 2 | 3 | 1 | 1 | | 2 |
| <i>Nannhermannia coronata</i> Berlese 1913 | NCOR | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 |
| <i>Tectocephus velatus</i> (Michael) 1880 | TVEL | 1 | 2 | 3 | 2 | 2 | | 3 |
| <i>Steganacarus striculus</i> (C.L.Koch) 1836 | SSTR | 1 | 3 | 3 | 4 | 3 | 2 | 2 |
| <i>Oppiella nova</i> (Oudemans) 1902 | ONOV | 1 | 3 | 3 | 2 | 3 | | 3 |
| <i>Suctobelba Paoli</i> 1908 s.lat. spp. | SUCT | | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| <i>Ceratopopia sexpilosa</i> Willmann 1938 | CSEX | | 1 | | 1 | 1 | | |
| <i>Dameobelba minutissima</i> (Sellnick) 1920 | DMIN | | | 1 | 1 | 1 | | 1 |
| <i>Fuscozetes setosus</i> (C.L.Koch) 1840 | FSET | | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| <i>Adoristes ovatus</i> (C.L.Koch) 1839 | AOVA | | 1 | | 2 | 1 | | 1 |
| <i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans) 1900 | OSUB | | 1 | | 1 | 3 | | 1 |
| <i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann) 1804 | DHUM | | | | 1 | | | 1 |
| <i>Quadropia quadricarinata</i> (Michael) 1885 | OQUA | | | | 1 | 2 | | |
| <i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael) 1879 | CLAB | | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Nothrus anauniensis</i> Can. & Fanz. 1877 | NANA | | | | 1 | 1 | 2 | 1 |
| <i>Hermannia gibba</i> (C.L. Koch) 1840 | HGIB | | | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| <i>Scheloribates laevigatus</i> (C.L.Koch) 1836 | SLAE | | 1 | | 2 | | 3 | |
| <i>Phthiracarus Perty</i> 1841 spp. | PHTH | | | | 2 | 2 | 3 | |
| <i>Achipteria coleoprata</i> (L.) 1758 | ACOL | | | | | 2 | | |
| <i>Hemuleius initialis</i> (Berlese) 1908 | HINI | | | | | 2 | | |
| <i>Steganacarus herculeanus</i> Willmann 1953 | SHER | | | | | 2 | | |
| <i>Platynothonus peltifer</i> (C.L.Koch) 1840 | PPEL | 1 | | | 2 | 3 | 3 | |
| <i>Hermannia convexa</i> (C.L.Koch) 1840 | HCON | | | | | 3 | | |
| <i>Edwardzetes edwardsi</i> (Nicolet) 1855 | EEDW | | | | 1 | 1 | 2 | |
| <i>Chamobates schützi</i> (Oudemans) 1902 | CSCH | | | | 1 | 2 | 2 | |
| <i>Minunthozetes semirufus</i> (C.L.Koch) 1840 | MSEM | | | | | 2 | 3 | |
| <i>Tectocephus sarekensis</i> Trägårdh 1910 | TSAR | | | | | | 3 | |
| <i>Ceratozetes parvulus</i> (Sellnick) 1922 * | CPAR | | | 1 | | | | |
| <i>Peloptulus phaeonotus</i> (C.L.Koch) 1844 * | PPHA | | | | 1 | | | |
| <i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann 1943 * | CTHI | | | | 1 | | | |
| <i>Eupelops duplex</i> (Berlese) 1916 * | EDUP | | | | 1 | | | |
| <i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet) 1855 * | OTIB | | | | | | 1 | |
| <i>Li acarus subterraneus</i> (C.L.Koch) 1841 * | LSUB | | | | | | | 1 |
| <i>Oppia neerlandica</i> (Oudemans) 1900 * | ONEE | | | | | | | 1 |

* = non pris en compte dans l'analyse des correspondances

2° Une matrice - modèle attribuant une distance de 0 à toute paire d'objets prélevés dans le même milieu (les 7 classes de milieux sont définies plus haut), et une distance de 1 à toute paire d'objets prélevés dans des milieux différents.

L'hypothèse H_0 du test s'énonce comme suit: «les distances entre échantillons dans la première matrice ne sont pas corrélées linéairement avec les distances correspondantes dans la deuxième matrice». Dans notre cas, le résultat du test est le suivant:

$r = 0.42298$ (statistique normalisée de Mantel, équivalente à un coefficient de corrélation de Pearson)

$p(r) < 0.001$ en 1000 permutations, ce qui signifie qu'aucune des valeurs de r obtenue par permutations aléatoires n'est aussi élevée ou plus que la valeur réelle. Le t de Mantel, une approximation normale utilisable pour de grands échantillons, est même significatif à $p(t) < 0.00001$. Il existe donc une corrélation très hautement significative entre la structure de la communauté d'Oribates des sphaignes du Cachot et la structure de la végétation.

2. Analyses descriptives

2.1. Analyse des correspondances

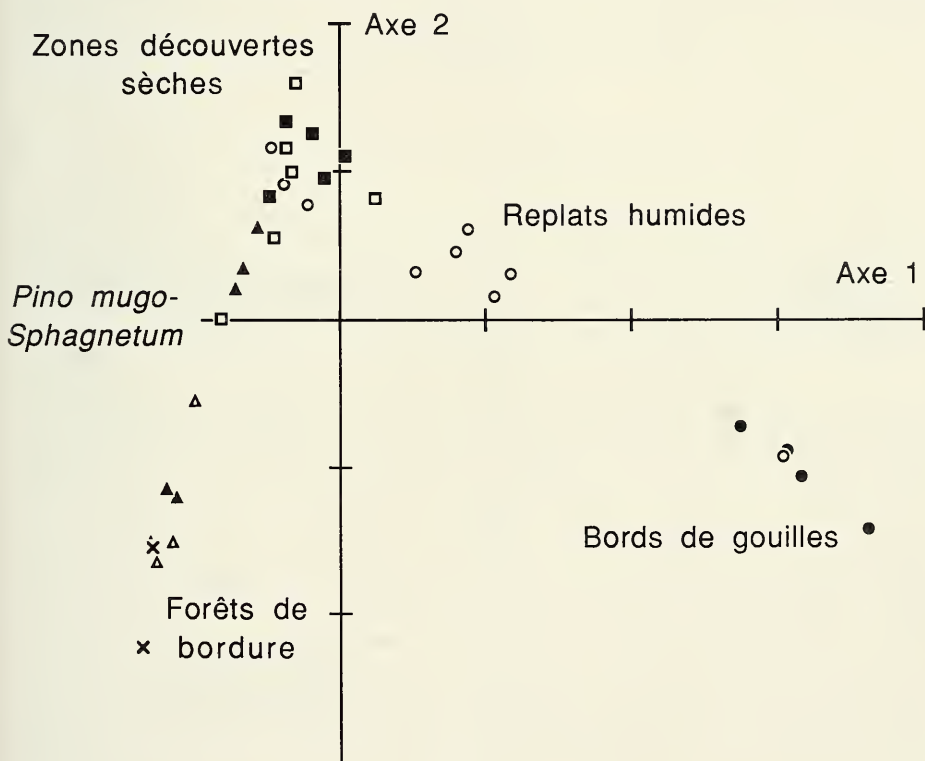


FIG. 2.

Plan 1 x 2 de l'analyse des correspondances des récoltes d'Oribates. Ronds noirs=bords de gouilles, cercles blancs=*Sphagnetum magellanici*, carrés noirs=*Sphagnetum fusci*, triangles noirs=*Pino mugo-Sphagnetum*, carrés blancs=lande de dégradation, triangles blancs=*Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*, croix=*Molinieto-Trollietum europaei* boisé.

De par sa conception même (qui inclut une double pondération par ligne et par colonne), l'analyse des correspondances permet le traitement de données brutes présentant de fortes variations d'abondance. Nous avons profité de cette propriété pour donner aux valeurs de notre tableau de récoltes un poids correspondant mieux que les cotes de dénombrement à l'abondance réelle des espèces dans le milieu. Les poids donnés à chacune des cotes sont les suivants:

1=1 2=12 3=50 4=125 5=250

Les 4 premiers axes de l'analyse se présentent comme suit:

— plan 1 x 2 (fig. 2): valeurs propres 0.67 et 0.442. Le plan absorbe 35.3% de la variance totale du nuage de points. Il montre les prélèvements en une succession idéale allant des gouilles centrales aux zones de contact extérieures de la tourbière. La disposition en arche des points sur ce plan est décrite sous le nom d'*effet Guttman* par BENZECRI (1973), et trahit la présence d'un fort gradient dans les données. On peut remarquer que les prélèvements de la lande de dégradation NE ne se démarquent pas des zones découvertes sèches naturelles de la tourbière (*Sphagnetum fuscum*, bordure du *Sphagnetum magellanicum*).

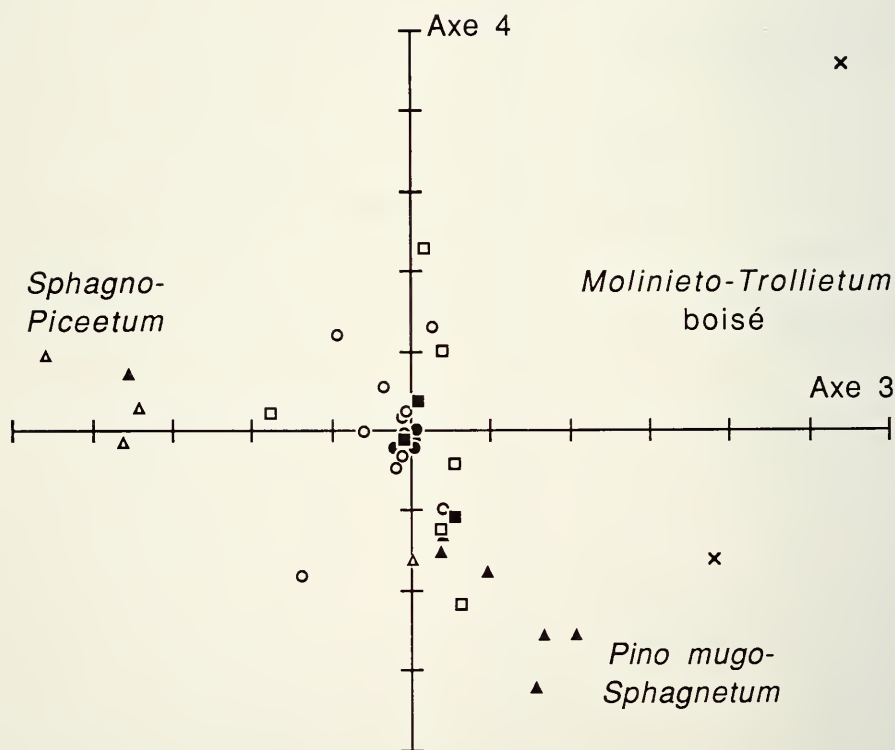


FIG. 3.

Plan 3 x 4 de l'analyse des correspondances des récoltes d'Oribates. Symboles comme à la fig. 2.

– plan 3 x 4 (fig. 3): valeurs propres 0.295 et 0.224. Il absorbe 16.4% de la variance du nuage de points. On y trouve, disposés en triangle, les prélèvements des 3 associations boisées *Pino-Sphagnetum*, *Sphagno-Piceetum* et *Molinieta-Trollietum europaei*. Les autres échantillons, groupés en un nuage centré sur l'origine, ne contribuent pratiquement pas à ce plan.

2.2. Groupement à liens complets

La mesure d'association utilisée en vue de ce groupement est la distance de corde. Le codage des récoltes de 1 à 5 a été maintenu tel quel.

Le dendrogramme issu de ce traitement est reproduit à la figure 4. On y retrouve sans peine les groupes d'échantillons observés le long des axes principaux de l'analyse des correspondances: bordures de gouilles (groupe 1), replats humides (2), *Pino-Sphagnetum* (4), forêts de bordure (5). Le groupe 3, lui, contient les prélèvements des zones découvertes sèches (bordure du *Sphagnetum magellanicum*, *Sphagnetum fuscum*, lande NE), ainsi que deux échantillons forestiers prélevés à proximité de la lisière interne du *Pino-Sphagnetum*. Cette partition confirme donc clairement les grands traits de l'analyse des correspondances. L'examen du contenu en espèces des groupes issus de ces analyses donnera des indications sur le comportement général du peuplement.

GRANDS TRAITS DU PEUPLEMENT D'ORIBATES

1. *Bordures de gouilles*: aux environs immédiats des plans d'eau (quelques dizaines de cm), le peuplement d'Oribates est fortement dominé par *Limnozetes ciliatus* (Schränk 1803), quelquefois à plus de 90% de l'effectif total. Comme accompagnatrices, il faut citer *Hoplophthiracarus pavidus* (Berl. 1913), *Pilagalumna tenuiclavus* (Berl. 1908), *Trimalaconothrus foveolatus* (Willm. 1931) et *Trimalaconothrus* sp. A. Le peuplement est pauvre en espèces (4 à 8 par échantillon), mais sa densité est du même ordre de grandeur que dans les autres milieux.

2. *Replats du Sphagnetum magellanicum*: *L. ciliatus* ne s'y trouve qu'à l'état accessoire, et au maximum à une dizaine de mètres de la gouille la plus proche. Dans cette région, c'est *H. pavidus* qui domine, accompagné de *Nothrus pratensis* Selln. 1929. *Nanhermannia coronata* Berl. 1913, *Hypochthonius rufulus* C.L. Koch 1836. Plus loin des gouilles, *N. coronata*, *N. pratensis*, ainsi que *Malaconothrus egregius* Berl. 1904 dominant, alors que les espèces de zones très humides sont remplacées par d'autres plus abondantes en milieux secs: *Oppiella nova* (Oudem. 1902), *Protoribates lagenula* (Berl. 1904), *Steganacarus striculus* (C.L. Koch 1836). Cette région est riche en espèces (16 à 18 par échantillon), et les espèces dominantes prennent environ 20 à 30% de l'effectif total. A proximité des îlots de *Pinus mugo* qui colonisent les replats centraux, c'est *S. striculus* qui domine, un Phthiracarde discret sur les replats moyens, mais abondant dans les milieux secs (*Sphagnetum fuscum*, lande) et les forêts. Le peuplement d'Oribates est donc sensible à l'effet asséchant des pins colonisateurs sur les sphagnum qui les entourent.

3. *Sphagnetum fuscum*: les grandes buttes qu'on y trouve recréent en elles un milieu comparable à celui des replats du centre de la tourbière (MATTHEY, 1964). Il n'est dès lors pas surprenant d'y trouver un peuplement d'Oribates très semblable à celui des régions pas trop humides du *Sphagnetum magellanicum*: dominance de *N.*

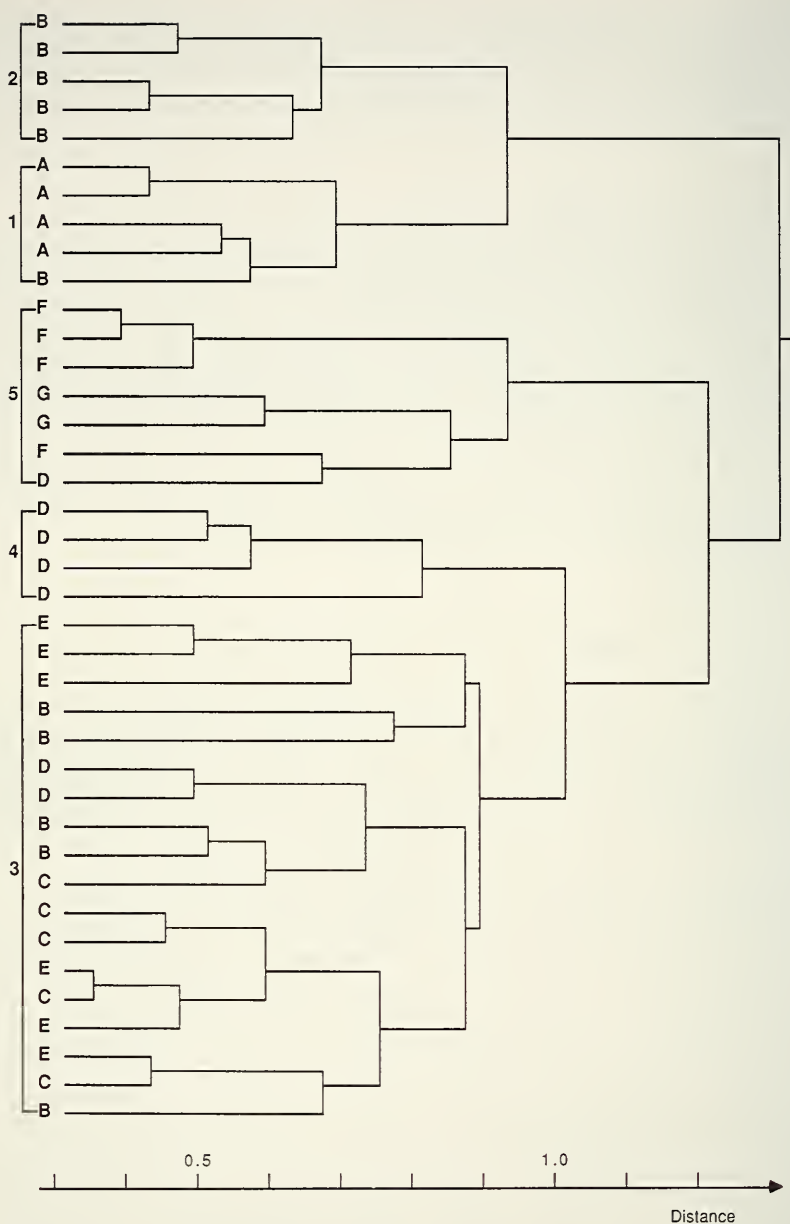


FIG. 4.

Groupeement à liens complets des récoltes d'Oribates. Milieux: A=bords de gouilles, B=*Sphagnetum magellanici*, C=*Sphagnetum fuscii*, D=*Pino mugo-Sphagnetum*, E=lande de dégradation, F=*Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*, G=*Molinieto-Trollietum europaei* boisé.

coronata et *P. lagenula*, avec *N. pratensis*, *O. nova*, *Tectocepheus velatus* (Michael 1880) et *Fuscozetes setosus* (C.L. Koch 1840) comme accompagnatrices. On note tout de même la présence régulière de l'hygrophile *H. pavidus*, qui semble trouver des conditions à sa mesure dans la texture serrée de ces buttes. La richesse spécifique est moyenne (une quinzaine d'espèces par échantillon).

4. *Lande de dégradation*: la structure du peuplement d'Oribates rappelle celle des replats secs du *Sphagnetum magellanicum* ou encore celle des buttes de *S. fuscum*: les espèces les plus abondantes sont *N. pratensis*, *T. velatus*, *M. egregius*, *N. coronata*, *O. nova*, *S. striculus* et *P. lagenula*. Le milieu est très semblable à celui du *Sphagnetum fuscum*, mais avec une couverture d'Ericacées plus dense.

5. *Pino-Sphagnetum*: on y trouve un «noyau» d'espèces ressemblant à celui des replats découverts secs: *S. striculus*, *N. coronata*, *N. pratensis*, *F. setosus*. Mais à ce noyau s'ajoutent des espèces confinées aux zones boisées du Cachot, en particulier les forestières *Hermannia gibba* (C.L. Koch 1840) (en grands nombres) et *Platynothrus peltifer* (C.L. Koch 1840). Comme tous les milieux forestiers de la tourbière, le *Pino-Sphagnetum* est riche en espèces d'Oribates: un vingtain par prélèvement.

6. *Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*: à part une abondance plus grande de *P. peltifer*, la communauté d'Oribates de cette association ressemble fort à celle du *Pino-Sphagnetum*. Mais à côté des espèces «classiques» et de leurs accompagnantes du haut-marais, l'originalité de ce peuplement réside davantage dans la présence d'espèces qu'on ne rencontre pas à l'intérieur de la tourbière: *Steganacarus herculeanus* Willm. 1953, *Minunthozetes semirufus* (C.L. Koch 1840), *Achipteria coleoptrata* (L. 1758), *Hermannia convexa* (C.L. Koch 1840). À part cette dernière, ces espèces se retrouvent dans un pâturage boisé d'épicéas sur sol brun calcaire situé à 200 m au nord de la tourbière. Le peuplement propre à cette dernière est donc «contaminé» dans ses régions extérieures par des éléments venus des biotopes forestiers avoisinants.

7. *Molinieto-Trollietum europaei altéré*: les 2 échantillons de litière provenant de cette zone limitrophe de la tourbière ne montrent pas de rupture franche avec le haut-marais. *N. coronata*, *H. gibba*, *F. setosus* abondent, accompagnés de *P. peltifer*, *Scheloribates laevigatus* (C.L. Koch 1836) et d'autres (voir tableau I). Par contre, le boisement de cette zone étant récent, on ne trouve pas ici toutes les espèces communes au *Sphagno-Piceetum* et aux forêts d'épicéas sur sol calcaire des environs. En revanche, on note la présence de *M. semirufus* (comme dans le pâturage adjacent) et de *Tectocepheus sarekensis* Trägårdh 1910, totalement absent du haut-marais.

SYNTHÈSE

On a pu démontrer que la structure du peuplement d'Oribates des sphaignes de la tourbière du Cachot dépend étroitement du gradient écologique qui va du centre humide de la tourbière à sa périphérie boisée et plus sèche. De manière très succincte, on peut décrire ainsi ce peuplement: en conditions moyennes (replats centraux), il se caractérise par un noyau relativement homogène d'espèces (*N. coronata*, *P. lagenula*, *O. nova*, *M. egregius*, *T. velatus*, *N. pratensis*, *S. striculus*, *F. setosus*) dont l'abondance est modulée par les conditions locales (en particulier la proximité d'une gouille ou d'un pin pionnier). À ce noyau, très appauvri dans les cas extrêmes, s'ajoutent des espèces liées à des biotopes précis, qui peuvent dominer fortement le peuplement (tel *L. ciliatus*

près des gouilles), ou simplement remplir des fonctions complémentaires propres à un environnement donné (par exemple, selon BEHAN-PELLETIER et HILL (1983), *H. gibba* et *P. peltifer* se nourrissent volontiers de litière forestière). On trouve de plus un grand nombre d'espèces moins abondantes mais constantes, qui assurent en quelque sorte la «lubrification» de la communauté (USHER *et al.*, 1982). La diversité qui en résulte est garante de la disponibilité de fonctions variées, ce qui permet dans une certaine mesure à la communauté d'adapter sa structure aux changements écologiques, naturels ou provoqués par l'homme, qui surviennent dans son milieu.

Lorsqu'on quitte les associations qui font partie intégrante de la dynamique de la tourbière bombée pour s'approcher des bordures naturelles ou artificielles, on assiste à une contamination du peuplement d'Oribates par des éléments venus des pâturages ou forêts adjacents.

Sur le plan biologique, ces résultats nous autorisent à émettre les hypothèses suivantes: la structure de la communauté d'Oribates du haut-marais primaire de la tourbière du Cachot est régie par les facteurs suivants:

- humidité;
- degré de boisement;
- un ensemble de facteurs liés aux caractéristiques de l'espèce de sphaigne dominante du substrat: densité, microstructure, composition de la microflore;
- la morphologie du substrat (butte ou replat).

Le test de ces hypothèses, effectué sur un nouveau jeu de données, fera l'objet d'une autre publication (BORCARD en préparation).

CONCLUSION

Le présent travail constitue une étape de base pour l'étude des Oribates des tourbières jurassiennes: la mise en place du «décor», la description de l'organisation de cette communauté de Microarthropodes dans un îlot remarquablement préservé de ce qui constituait jadis un paysage caractéristique des hautes vallées du Jura. La grande richesse de la communauté d'Oribates a été mise en évidence; le rapport de ses variations structurelles avec celles du milieu a été démontré statistiquement. Quelques-unes des perspectives ouvertes par cette approche ont été explorées (BORCARD, 1988), et feront l'objet d'autres publications: analyses de la structure fine de la communauté dans les divers milieux, distribution verticale et horizontale des espèces, comparaison du peuplement du Cachot avec celui d'autres tourbières jurassiennes, expérimentation directe sur la réaction du peuplement à une dégradation de son biotope (au moyen d'un piétinement contrôlé). D'autres voies restent à explorer, tant au niveau fondamental (partition des ressources entre les espèces, dynamique saisonnière, étude éco-physiologique de certaines espèces peu connues, biogéographie) qu'appliqué (usage des Oribates en tant que bioindicateurs: détermination des optima écologiques et des tolérances des espèces pour quelques variables environnementales importantes; applications à des problèmes concrets de gestion des sols).

RÉSUMÉ

Le peuplement d'Acariens Oribates de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois, Suisse) a été étudié au moyen de 39 échantillons de sphaignes extraits au Berlese-Tullgren. Il est constitué d'un noyau assez homogène d'espèces présentes sur l'ensemble du haut-marais en nombres dépendant des conditions locales, noyau auquel s'ajoutent quelques espèces caractéristiques de situations bien typées, telles les bordures de gouilles ou les zones boisées. Un grand nombre d'espèces peu abondantes mais constantes complètent l'image. La relation globale de cette communauté avec la structure phytosociologique de la tourbière est testée au moyen d'un test de Mantel.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Hornmilbengesellschaft wurde im Torfmoor Cachot (Neuenburger Jura) durch 39 *Sphagnum*-proben studiert. Sie besteht aus einem relativ homogenen Kern von Arten, die über das ganze Hochmoor in verschiedenen Dichten anwesend sind. Dieser Kern ist in den Schlenkenränder und in den bewaldeten Orten durch einige mehr spezialisierten Arten ergänzt. Dazu fügt sich noch eine Menge seltener, jedoch konstanter Arten hinzu. Die Beziehung zwischen dieser Gesellschaft und der pflanzensoziologischen Struktur des Hochmoores wurde mittels eines Manteltests getestet.

REMERCIEMENTS

Toute ma reconnaissance va au Professeur W. Matthey, au laboratoire duquel j'ai eu le plaisir de faire ma thèse de doctorat. Je remercie aussi très cordialement le Professeur P. Legendre, de l'Université de Montréal, de m'avoir accueilli dans son laboratoire d'Ecologie numérique pour un stage extrêmement fructueux et sympathique.

BIBLIOGRAPHIE

- AFFOLTER, F., AUROI, C. et MATTHEY, W. 1981. La biocénose des habitats larvaires de *Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt, Tabanidae). *Revue suisse Zool.* 88(4): 965–975.
- AUROI, C. 1978. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de capture. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 101: 27–44.
- 1979. Recherches sur l'écologie des Tabanidae, et de *Hybomitra bimaculata* (Macquart) en particulier, dans une tourbière du Haut-Jura neuchâtelois. *Thèse, Neuchâtel*, 390 pp.
- 1981. Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt. Tabanidae). 1. L'oviposition et les œufs. *Bull. Soc. entomol. suisse* 54: 99–115.
- 1982. Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt. Tabanidae). 2. Les larves et leur développement. *Ibid.* 55: 139–150.

- 1983a. Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt. Tabanidae). 3. Etat nymphal, éclosion des imagos, repas sanguin et oogenèse. *Ibid.* 56: 343–359.
- 1983b. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). II. Phénologie et abondance annuelle. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 106: 61–72.
- 1983c. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). III. Chorologie des espèces les plus abondantes. *Ibid.* 106: 73–82.
- BASSET, Y. 1984. Contribution à la connaissance des peuplements d'Arthropodes sur *Pinus mugo* Turra dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Travail de licence, Neuchâtel*, 201 pp.
- 1985a. Aspects de la répartition des peuplements d'Arthropodes dans les couronnes de *Pinus mugo* Turra. *Bull. Soc. entomol. suisse* 58: 263–274.
- 1985b. Les peuplements d'Arthropodes sur *Pinus mugo* Turra dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 108: 63–76.
- 1986. Aspects de la répartition des peuplements d'Arthropodes sur le tronc, sous les écorces et le bois mort de *Pinus mugo* Turra. *Bull. Soc. entomol. suisse* 59: 349–364.
- 1988. Notes sur quelques insectes phytophages associés au Pin à crochet. *Pinus mugo* Turra. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 111: 55–63.
- BEHAN-PELLETIER, V. et HILL, S. 1983. Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 20(2): 221–267.
- BENZECRI, J.P. 1973. L'analyse des données. *Ouvrage collectif, Dunod, Paris*, 2 vol., 615 et 619 pp.
- BORCARD, D. 1988. Les Acariens Oribates des sphaignes de quelques tourbières du Haut-Jura suisse. *Thèse, Neuchâtel*, 2 vol., 170 et 276 pp.
- BRANCUCCI, M. et MATTHEY, W. 1980. Notes sur quelques Cantharidae (Col.) récoltés dans la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 103: 5–10.
- BURGMAN, M.A. 1987. An analysis of the distribution of plants on granite outcrops in southern Western Australia using Mantel tests. *Vegetatio* 71: 79–86.
- 1988. Spatial analysis of vegetation patterns in southern Western Australia: implications for reserve design. *Austr. Jour. Ecol.* 13: 415–429.
- CANNATA, L. 1988. Observations sur les Opilions de la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 111: 67–70.
- GEIGER, W. 1980. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Méthodes, faunistique et caractéristiques du peuplement. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 103: 11–27.
- 1981a. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). II. Microdistribution des adultes. *Bull. Soc. entomol. suisse* 54: 117–132.
- 1981b. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). III. Phénologie et rapports entre chronologie de la faune et de la flore. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 104: 63–77.
- 1982. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). IV. Activité des adultes et facteurs climatiques. *Ibid.* 105: 137–44.
- HAENNI, J.P. et MATTHEY, W. 1984. Utilisation d'un piège d'interception (tente Malaise) pour l'étude entomologique d'une tourbière du Haut-Jura. I. Introduction et résultats généraux. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107: 111–122.
- LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P. 1984. Ecologie numérique. *Masson, Paris*, 2 vol. 260 et 335 pp.

- LEGENDRE, P. et VAUDOR, A. 1985. The R package for multivariate data analysis. *Dép. de Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale A, Montréal, Québec, H3C 3J7*.
- LEGENDRE, P. et FORTIN, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107–138.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209–220.
- MATTHEY, W. 1964. Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 87: 103–135.
- 1971. Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Revue suisse Zool.* 78: 367–536.
- 1976. Observations sur *Crenitis punctatostrata* (Letzn.) (Coleoptera, Hydrophilidae) dans les tourbières jurassiennes: habitats des larves et des adultes. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 99: 45–52.
- 1977. Observations sur *Crenitis punctatostrata* (Letzn.) (Coleoptera, Hydrophilidae) dans les tourbières jurassiennes: comportement reproducteur, cycle de développement et facteurs de mortalité des adultes. *Bull. Soc. entomol. suisse* 50: 299–306.
- 1981. Observations sur *Gerris lateralis* Schumm (Het. Gerridae) dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. entomol. suisse* 54: 333–339.
- MATTHEY, W. et FIORA, M. 1979. Contribution à l'étude entomologique de la tourbière des Pontins: observations sur les Hétéroptères aquatiques de surface, et plus particulièrement sur le genre *Gerris*. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 102: 23–30.
- NEET, C. 1984. Etude de l'écologie et de la biologie de *Tetragnatha extensa* (L.) (Araneae: Tetragnathidae) dans une tourbière du Haut-Jura suisse. *Travail de licence, Neuchâtel*, 106 pp.
- 1985. Le cycle vital de *Tetragnatha extensa* (L.) dans une tourbière du Haut-Jura suisse (Araneae, Tetragnathidae). *Rev. arachnol.* 6: 127–132.
- 1986. Distribution horizontale, activité prédatrice et régime alimentaire de *Tetragnatha extensa* (L.) dans une tourbière du Haut-Jura suisse (Araneae: Tetragnathidae). *Bull. Soc. entomol. suisse* 59: 169–176.
- ORLOCI, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *J. ecol.* 55: 193–205.
- PEDROLI-CHRISTEN, A. 1977. Etude des Diplopodes dans une tourbière du Haut-Jura. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 100: 21–34.
- 1978. Contribution à la connaissance du développement de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nomatophora) dans une tourbière du Haut-Jura suisse. *Revue suisse Zool.* 85: 673–679.
- TRAVÉ, J. 1984. Techniques de récolte, d'extraction et de tri des Acariens. *Salfia* 2: 2–26.
- USHER, M.B., BOOTH, R.G. et SPARKES, K.E. 1982. A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. *Pedobiol.* 23: 126–144.
- WILDI, O. et ORLOCI, L. 1983. Management and multivariate analysis of vegetation data. *Rapp. Inst. fédér. rech. forest. Birmensdorf* 215: 1–139.